N° 38. **Rüdiger Wehner, Werner P. Eheim** und **Paul L. Herrling.** — Die Rastereigenschaften des Komplexauges von *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera). [1 2 3] (Mit 8 Textabbildungen und 1 Tabelle)

Zoologisches Institut der Universität Zürich.

In den visuellen Systemen aller höheren Tiere müssen Lichtquanten, bevor sie Sehzellen erregen können, Linsensysteme passieren. Demnach bestimmen die Übertragungseigenschaften dieser Linsensysteme die optischen Eingangsdaten für die Transducer-Prozesse, die sich als erster Schritt der neurophysiologischen Verarbeitung am Rezeptor abspielen. Bei Arthropoden, deren Linsensysteme aus regelmäßigen Rastern getrennter dioptrischer Apparate bestehen, werden diese Übertragungseigenschaften durch die beiden Rastergrössen des Öffnungswinkels eines Ommatidiums und des Divergenzwinkels zwischen den optischen Achsen benachbarter Ommatidien festgelegt. Die Kenntnis dieser beiden Grössen erlaubt es, die optischen Transformationen zu rekonstruieren, die eine beliebige Helligkeitsumwelt durch das Raster der einzelnen Linsensysteme im Komplexauge erfährt.

1. Anatomie des dioptrischen Apparates

Die Bestimmung der Rastergrössen haben wir am Komplexauge der Wüstenameise *Cataglyphis bicolor* vorgenommen, da wir bei dieser sich fast ausschliesslich optisch orientierenden Ameisenart zur Zeit verschiedene Leistungen des visuellen Systems untersuchen (Wehner, 1969, 1970, 1971, Wehner und Duelli, 1971) und dazu über die vom optischen Apparat gelieferten Eingangsdaten informiert sein müssen. In jedem der mehr als 1200 Ommatidien, die die grössten Individuen (Kopfseitenlänge 2,20 ± 0,03 mm) dieser polymorphen Wüstenameise pro Komplexauge besitzen (Menzel und Wehner, 1970), besteht der dioptrische Apparat aus einer Cornealinse (Gesamtdicke in der zentralen Augenregion

---

[1] Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung, Kredit Nr. 3.315.70.

[2] Die Stereoscan-elektronenmikroskopischen Aufnahmen (Abb. 4—6) wurden im Institut für Elektronenmikroskopie der ETH (Dr. H. U. Nissen, R. Wessicken) angefertigt. Die interferenzmikroskopischen Messungen erfolgten durch Herrn cand. zool. C. Mondadori am Institut für Allgemeine Botanik der ETH (Prof. Dr. F. Ruch).

[3] Die Beschaffung des Versuchsmaterials in Maharès (Süd-Tunesien) wurde durch die Claraz-Stiftung, Zürich, und die Versuchsanordnung zur Bestimmung der Öffnungswinkel von der Fa. Wild, Heerbrugg, unterstützt.

a = 27,2 ± 0,2 µm, Abb. 1 und 2), die mit einem halbkugelförmigen Zapfen (r = 7,1 ± 0,1 µm) nach innen vorspringt, und dem von 4 Semper-Zellen gebildeten euconen Kristallkegel (Länge b = 30,9 ± 0,2 µm). Die gesamte Cornea weist eine sowohl elektronen- als auch polarisationsmikroskopisch sichtbare

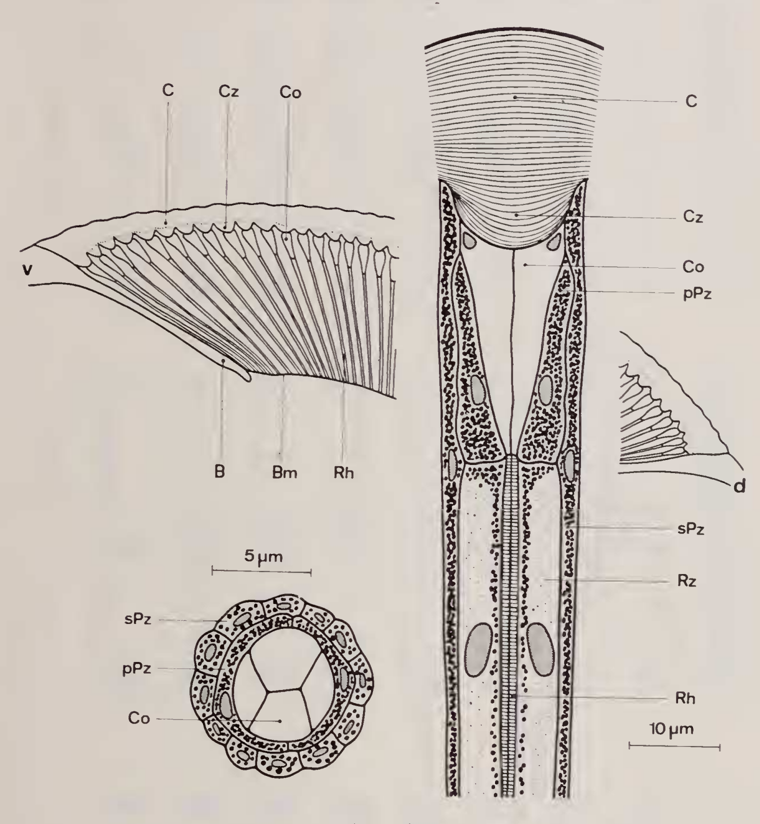


ABB. 1.

Längs- und Querschnitt durch ein Ommatidium von *Cataglyphis bicolor*. Im Hintergrund ist schematisch ein in der x-Ebene (Abb. 4) geführter Längsschnitt durch das gesamte Komplexauge skizziert. B, Cuticularblende des Auges; Bm, Basalmembran; C, Cornea (distaler Abschnitt); Co, Kristallkegel (Euconus); Cz, Corneazapfen; d, dorsal; pPz, primäre Pigmentzelle; Rh, Rhabdom; Rz, Retinulazelle (Sehzelle); sPz, sekundäre Pigmentzelle; v, ventral.

Schichtung auf, der eine anisotrope Cuticularlamellierung zugrunde liegt. Nach interferenzmikroskopischen Messungen erreicht der Brechungsindex im Zentrum der distalen Corneazone (ohne Zapfen) einen maximalen Wert von n = 1,52 (gemessen an 10 µm-Gefrierschnitten, Cryo-Cut, American Optical Comp., mit dem Zweistrahl-Interferenzmikroskop Leitz, Mach-Zehnder-Typ mit Keil-Kompensator). Unhüllt werden Corneazapfen und Kristallkegel von 2 primären und 10—12 sekundären Pigmentzellen, von denen letztere auch die Retinulae der

einzelnen Ommatidien gegeneinander isolieren. Jede Retinula, die sich innen ar den dioptrischen Apparat anschliesst, besteht distal aus 8 Sehzellen, deren Rhab- domere wie bei allen Hymenopteren zu einem einheitlichen Rhabdom verschmol-

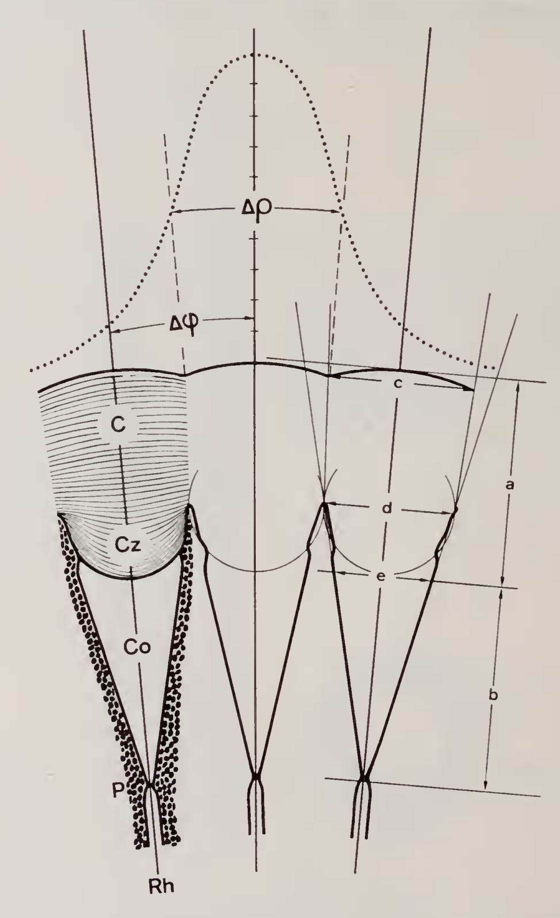


ABB. 2

Divergenzwinkel (Δφ) und Öffnungswinkel (Δρ) im Komplexauge von *Cataglyphis bicolor*. Δρ ist als Halbwertsbreite der Richtungsempfindlichkeits-Kurve um die optische Achse des mittleren Ommatidiums angegeben. Der dioptrische Apparat eines Ommatidiums besitzt bei der grössten Individuenklasse (Kopfseitenlänge 2,20 ± 0,03 mm) folgende Abmessungen; Gesamtdicke der Cornea a = 27,2 ± 0,2 μm, Länge des Kristallkegels b = 30,9 ± 0,2 μm, Durchmesser der Corneafacetten c = 17,7 ± 0,1 μm, Durchmesser des Corneazapfens d = 14,3 ± 0,3 μm, distaler Conus-Durchmesser e = 10,6 ± 0,1 μm. Die Messungen wurden an Ommatidien No. 20—28 (No. 1 ventral) auf Longitudinalschnitten vorgenommen. C, distale Corneazone; Co, Kristallkegel (Euconus); Cz, Corneazapfen; P, Pigmentzellen; Rh, Rhabdom.

zen sind. Im Gegensatz zum Dipteren-Auge wirkt also bei Hymenopteren ein Ommatidium als funktionelle Einheit, so dass die physiologisch wirksamen Rastergrössen im Divergenzwinkel Δφ zwischen den optischen Achsen benach-

barter Ommatidien und im Öffnungswinkel $\Delta\rho$ — d.h. dem Lichteinzugsbereich oder Sehfeld — eines Ommatidiums bestehen.

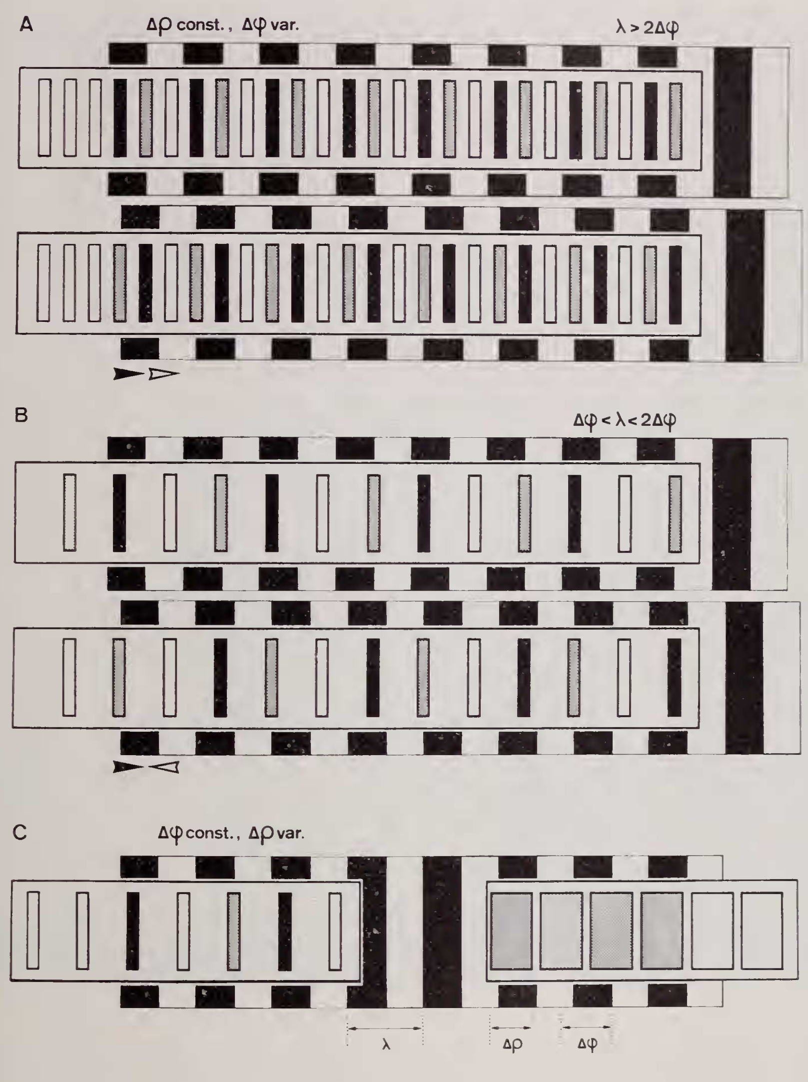


ABB. 3.

Die Bildübertragung einer eindimensionalen Helligkeitsumwelt (äquidistantes Streifenmuster der Wellenlänge λ) durch eine Schlitzrasterfolie mit dem Schlitzabstand $\Delta\varphi$ (Divergenzwinkel) und der Schlitzbreite $\Delta\rho$ (Öffnungswinkel). A, B, Auflösungsvermögen: Die Grössen von $\Delta\varphi$ und λ sind so gewählt, dass die Richtung der gesehenen Musterbewegung (▷) mit der tatsächlichen (▶) übereinstimmt (A) bzw. ihr entgegengesetzt ist (B); C, Kontrastübertragung: Die Vergrösserung von $\Delta\rho$ bei der rechten gegenüber der linken Rasterfolie führt zu einer Verminderung des übertragenen Kontrasts.

2. Auflösungsvermögen und Kontrastübertragung

Die fundamentale Bedeutung dieser beiden Rastergrössen für die Übertragung von Helligkeitsfunktionen sei im folgenden kurz skizziert. In einer Modelldarstellung simulieren wir das Facettenraster durch eine Schlitzrasterfolie, bei der $\Delta\varphi$ dem Abstand der Schlitze und $\Delta\rho$ deren Breite entspricht (Abb. 3). Hinter diesem Schlitzraster wird eine Helligkeitsumwelt in Form eines äquidistanten Streifenmusters der Wellenlänge λ bewegt. Diese Methode entspricht dem experimentellen Ansatz bei Untersuchungen optomotorischer Reaktionen (vgl. die umfangreiche Analyse des Bewegungssehens von *Drosophila melanogaster* durch Götz, 1964, 1965, 1968). Variieren wir nun $\Delta\varphi$ bei konstantem $\Delta\rho$ (Abb. 3 A, B), dann kommt es bei einem bestimmten Verhältnis von $\Delta\varphi/\lambda$, nämlich bei $\Delta\varphi < \lambda < 2\,\Delta\varphi$, zu einer Umkehr der Musterbewegung: die übertragene Musterbewegung ist in diesem Bereich der tatsächlichen Musterbewegung entgegengesetzt. Demnach kann der Wert $\Delta\varphi/\lambda > 0{,}5$ als *Auflösungsgrenze* für die räumlichen Perioden der Helligkeitsumwelt gelten. Quantitativ werden diese Verhältnisse durch die Interferenzfunktion beschrieben. Die Variation der Sehfeldgrösse $\Delta\rho$ bei konstantem Sehfeldabstand $\Delta\varphi$ beeinflusst dagegen die *Kontrastübertragung* des Facettenrasters. Für eine gegebene Musterwellenlänge λ wird der übertragene Kontrast umso geringer, je grössere Werte $\Delta\rho$ annimmt (Abb. 3 C). Bei einem kritischen, physiologisch bestimmbaren Verhältnis von $\Delta\rho/\lambda$ reicht dann der übertragene Kontrast nicht mehr aus, um in benachbarten Seheinheiten zu unterschiedlichen Erregungen zu führen. Kennt man diese beiden optischen Eigenschaften eines Facettenrasters — Auflösungsvermögen und Kontrastübertragung — lässt sich anhand eines vorgegebenen Helligkeitsmusters die Reizsituation in der Rezeptorebene eindeutig bestimmen.

3. Experimentelle Bestimmung der Rastereigenschaften

a) *Divergenzwinkel* $\Delta\varphi$: Eine Aufsicht auf das hexagonale Facettenraster von *Cataglyphis bicolor* zeigt 3 senkrecht auf der Augenoberfläche stehende Ebenen (Abb. 4), die dadurch ausgezeichnet sind, dass sie die optischen Achsen aller in der Schnittebene liegenden Ommatidien einschliessen. Allein in diesen 3 Ebenen x, y und z (vgl. Braitenberg, 1967, für *Musca domestica*) lassen sich Divergenzwinkel $\Delta\varphi$ zwischen unmittelbar benachbarten Ommatidien bestimmen. Dazu werden auf histologischen Schnitten der zentralen Augenregion (Fixierung mit Glutaraldehyd, $p_H = 7{,}4$, und Dubosque-Brasil; Einbettung in Durcupan Fluka; Schnittdicke $2\,\mu m$, Ultramikrotom Leitz, Fernandez-Moran) die anatomischen Achsen der dioptrischen Apparate ermittelt und die Divergenzwinkel

irekt ausgemessen (Vergrösserung der Schnittbilder 850—950 ×). Gleichzeitig ıssen sich an denselben Schnitten der Krümmungsradius r und der Abstand c der

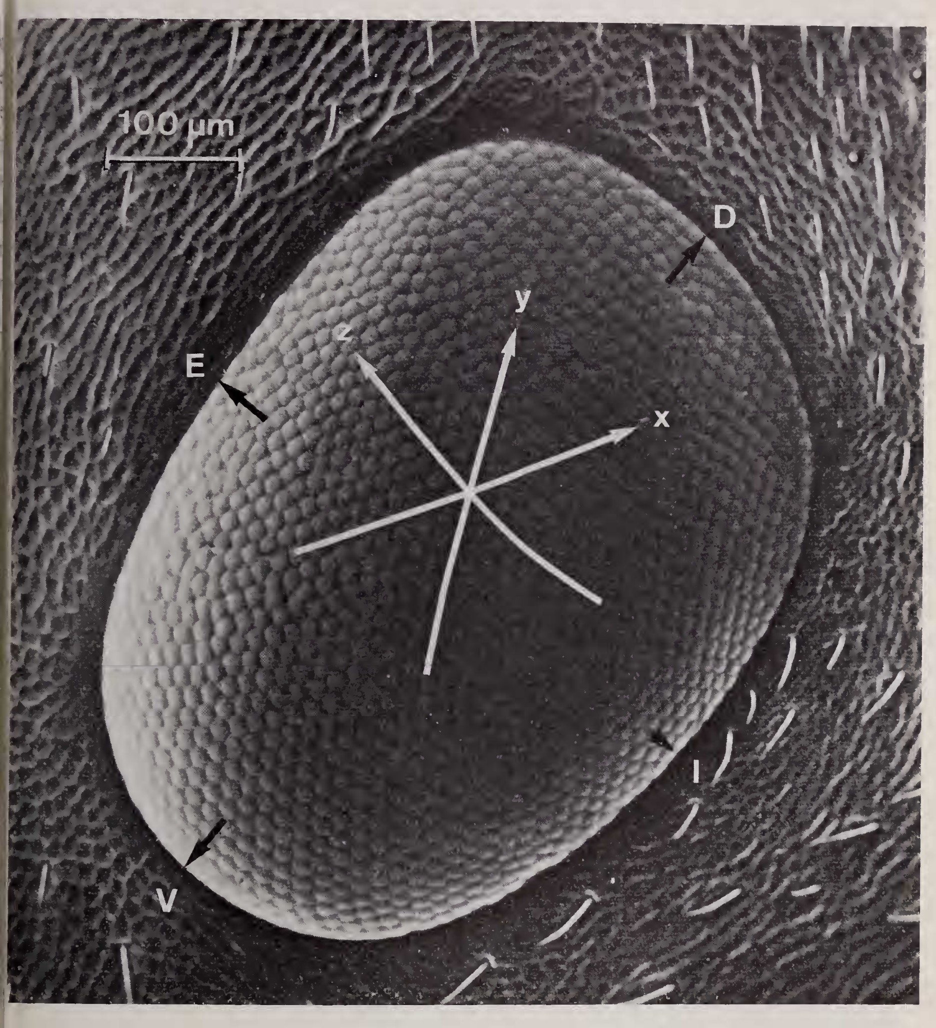


ABB. 4.

›tereoscan-Aufsicht auf ein rechtes Komplexauge (1273 Ommatidien) von *Cataglyphis bicolor*. ;, y, z, Schnittebenen für die Divergenzwinkel-Messungen. Die Ebenen verbinden die optischen \chsen benachbarter Ommatidien. D, dorsal; E, extern (lateral); I, intern (median); V, ventral.

-acettenmittelpunkte bestimmen. Aus diesen beiden Werten ergibt sich der Divergenzwinkel rechnerisch nach der Gleichung tg $(\Delta\varphi/2) = c/2\,r$. Das gleiche Verfahren kann auch bei rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen (Stereoscan Typ Cambridge; Gesemtvergrösserung 710—1050 × für c und 125—325 × ür r, s. Abb. 5 und 6) angewandt werden und führt bei exakter Bestimmung der

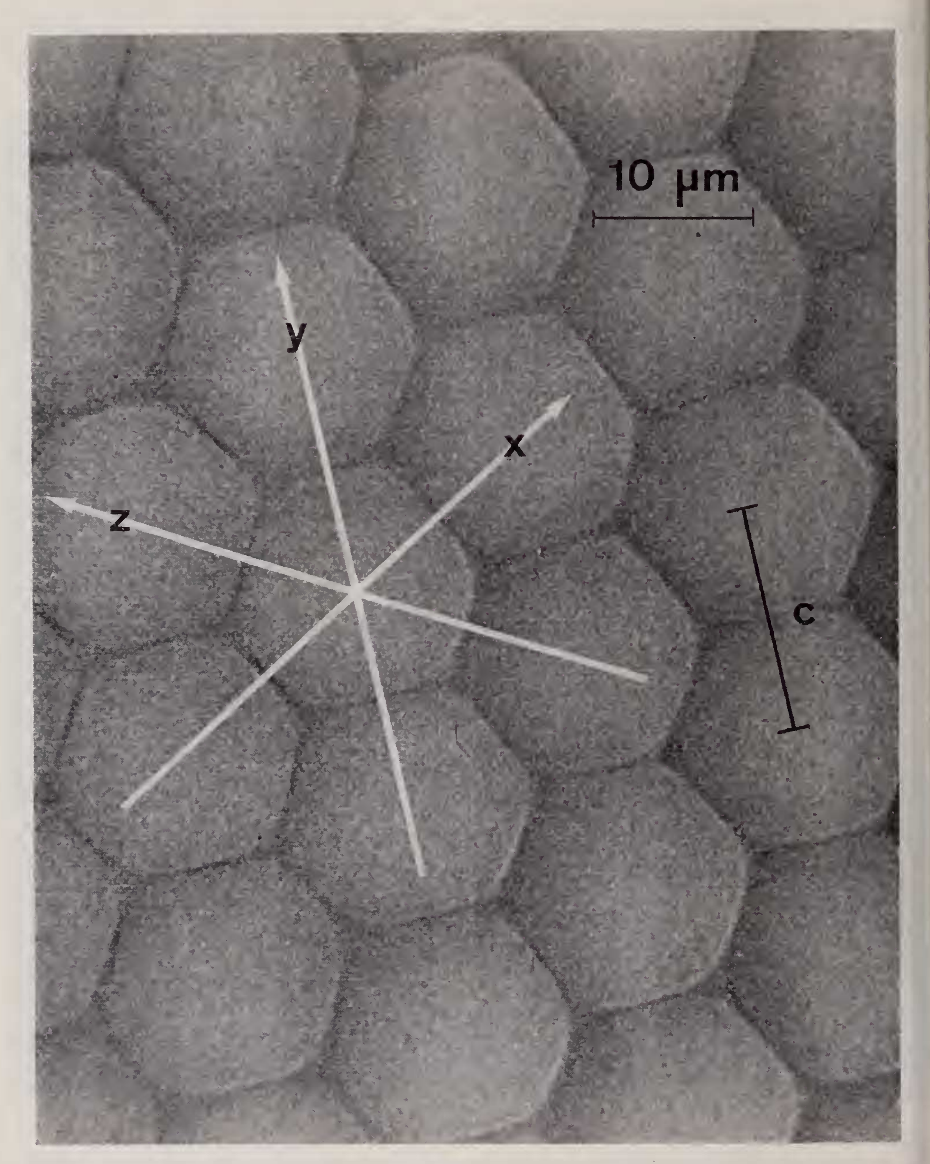


ABB. 5.

Ausschnitt aus der zentralen Region des Komplexauges von *Cataglyphis bicolor* (Stereoscan-Aufnahme). Zur Bedeutung der Achsen x, y und z s. Abb. 4: c, Abstand der optischen Achsen benachbarter Ommatidien auf der Höhe der Cornea-Facetten.

Krümmungsradien in Lateralansichten des Auges zu den gleichen Werten wie die histologischen Untersuchungen (vgl. WEHNER 1971, Abb. 9). Nach dem zuerst genannten Verfahren ergeben sich in der transversalen z-Richtung und der

longitudinalen x-Richtung mittlere Divergenzwinkel-Werte von $\Delta\varphi$ (z) = 4.3° und $\Delta\varphi$ (x) = 3.3° (Tab. 1). Eine eingehende Diskussion mit den nach den beiden übrigen Methoden gewonnenen Werten sowie eine Betrachtung der Divergenzwinkel randständiger Ommatidien soll einer späteren Arbeit vorbehalten bleiben.

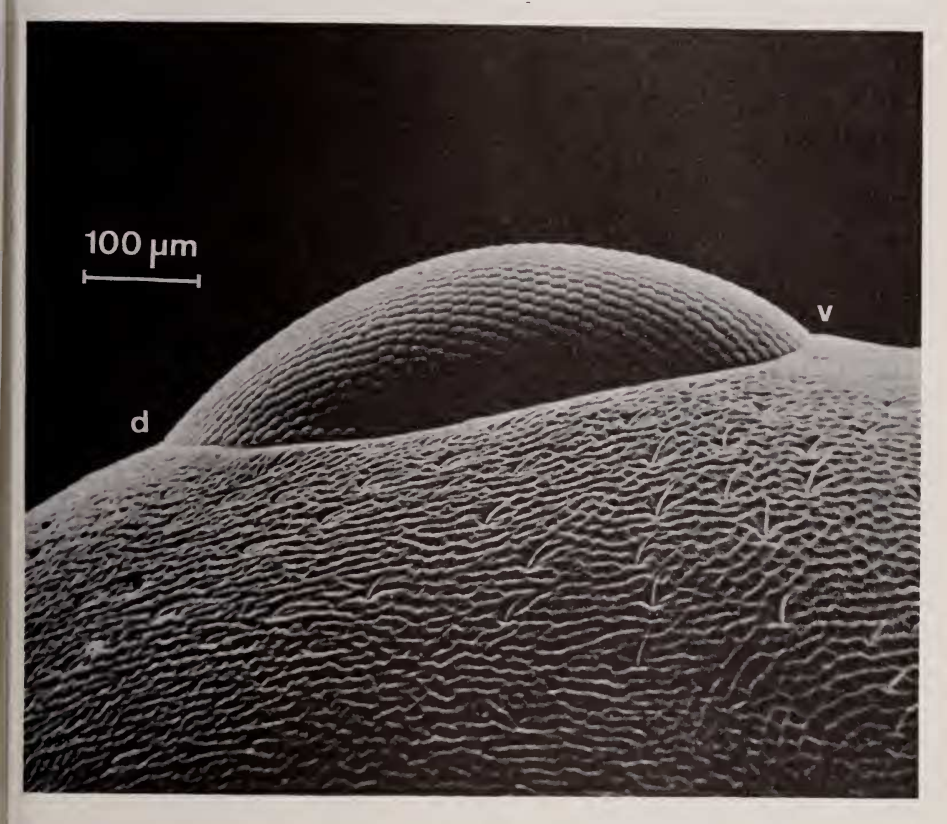


ABB. 6.

Mediananansicht eines linken Komplexauges (987 Ommatidien) von *Cataglyphis bicolor* (Stereoscan-Aufnahme). d, dorsal; v, ventral.

b) *Öffnungswinkel* $\Delta\rho$: Im Gegensatz zu $\Delta\varphi$ lässt sich $\Delta\rho$ nur physiologisch — am besten über eine Richtungsempfindlichkeits-Kurve (REK) — bestimmen. Zu diesem Zweck wird mit einem Rasierklingensplitter, der auf einer Lautsprechermembran befestigt ist und über einen Frequenzgenerator in Schwingung (180 Hz) gerät, eine Augenkalotte abgekappt und in Insekten-Ringer-Lösung mit der Cornea-Seite nach unten in den Strahlengang eines Mikroskops (ohne Kondensor; Objektiv: Wild Fluotar HI 50) gebracht (KIRSCHFELD, 1967). Beleuchtet man die Augenkalotte von aussen mit diffusem Licht, dann leuchten die einzelnen Rhabdome als helle Punkte auf. Zur Sehfeldbestimmung wird ein einzelnes

TABELLE 1

Divergenzwinkel ($\Delta\varphi$)*—Bestimmungen in der zentralen Region des Komplexauges von* Cataglyphis bicolor

Die x-Achse verläuft von lateral-ventral nach median-dorsal, die z-Achse von median nach lateral (vgl. Abb. 4); beide Achsen liegen in Ebenen, die die optischen Achsen benachbarter Ommatidien einschliessen; KSL, Kopfseitenlänge; Omm.-Int., Ommatidienintervall, in dem die $\Delta\varphi$-Messungen durchgeführt wurden; Ommatidium No. 1 stellt in der x-Achse das am weitesten ventral, in der z-Achse das am weitesten median liegende Ommatidium dar; ^{n}Sect., Anzahl untersuchter Schnitte; ^{n}Omm., Anzahl vermessener Ommatidien; K, Berechnung von $\Delta\varphi$ mit Hilfe des Krümmungsradius und des Abstandes der optischen Achsen benachbarter Ommatidien auf Höhe der Cornea-Facetten; C, direkte Bestimmung von $\Delta\varphi$ anhand der optischen Achsen benachbarter Ommatidien.

Achse	Ind. No.	KSL [mm]	Omm.-Int.	^{n}Sect.		^{n}Omm.		$\Delta\varphi$ [°]			
								K		C	
x	H 45-R	2,14	6-25	10	14	27	34	2,9 ± 0,2	2,7 ± 0,1	3,3 ± 0,2	3,4 ± 0,1
	D 47-L	2,14	24-30	4		7		2,3 ± 0,2		3,4 ± 0,5	
z	H 35-R	2,28	12-19 24-31	5	37	17	123	2,8 ± 0,1	3,4 ± 0,1	4,1 ± 0,4	4,3 ± 0,1
	D 36-L	2,29	12-19	8		21		3,3 ± 0,1		5,0 ± 0,3	
	H 43-L	2,14	19-31	9		33		3,6 ± 0,1		4,8 ± 0,2	
	H 46-R	2,14	15-28	8		25		3,3 ± 0,2		3,7 ± 0,2	
	D 47-R	2,26	12-30	7		27		4,0 ± 0,2		3,9 ± 0,2	

Ommatidium ausgeblendet und eine punktförmige Lichtquelle (Hg-Dampf-Höchstdrucklampe HBO 200 W/2) mit Hilfe einer Perimeteranordnung (r = 70 cm) in die optische Achse des Ommatidiums eingestellt (Abb. 7). Die Nullstellung der Lichtquelle ist an dem maximalen Lichtfluss im Rhabdom erkennbar. Bewegt man nun die Punktlichtquelle auf Grosskreisbögen in vorgegebenen Richtungen aus der optischen Achse heraus, lässt sich im Rhabdom eine stetige Verminderung des Lichtflusses beobachten. Die transmittierte Lichtmenge wird von einem Photomultiplier (Leitz MPE, V FS 9A, Fernseh GmbH, Darmstadt) registriert und mit einem XY-Schreiber (F-32 Riken Denshi), dessen X-Eingang von einem Drehpotentiometer die Winkelstellung der Lichtquelle übermittelt bekommt, kontinuierlich aufgezeichnet. Auf diese Weise erhält man gaussförmige REKs, deren Halbwertsbreite $\Delta\rho$ ein Mass für die Sehfeldgrösse des Ommatidiums darstellt.

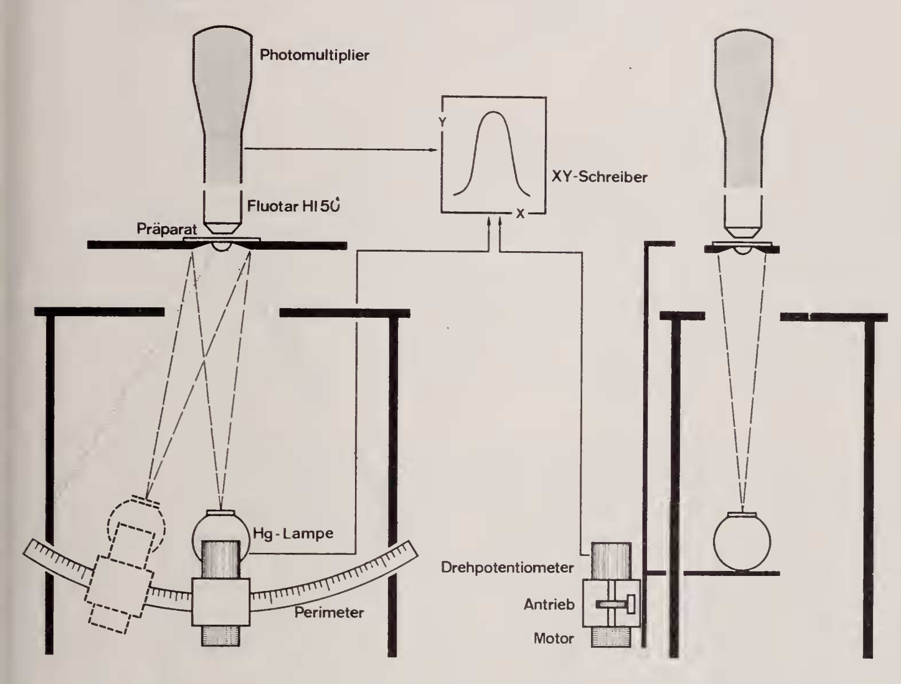


ABB. 7.

Versuchsanordnung zur Bestimmung der Richtungsempfindlichkeits-Verteilungen einzelner Ommatidien. Links: Frontalansicht; rechts: Lateralansicht.

Wie die $\Delta\varphi$-Messungen stammen auch die $\Delta\rho$-Bestimmungen von helladaptierten Augen. Unmittelbar vor dem Abkappen der Augenkalotte und dem Vermessen der REK wurden die Tiere in UV-permeablen Plexiglasküvetten (Plexiglas No. 208, Röhm und Haas) 30—90 min lang der Bestrahlung durch

eine Xenon-Hochdrucklampe (Osram XBO 450 W) ausgesetzt. In Abb. 8 sind 2 Originalregistrierungen aus der zentralen Augenregion von *Cataglyphis bicolor* und — vergleichsweise — *Apis mellifica* bei mittlerer Verstärkung angegeben. Aus

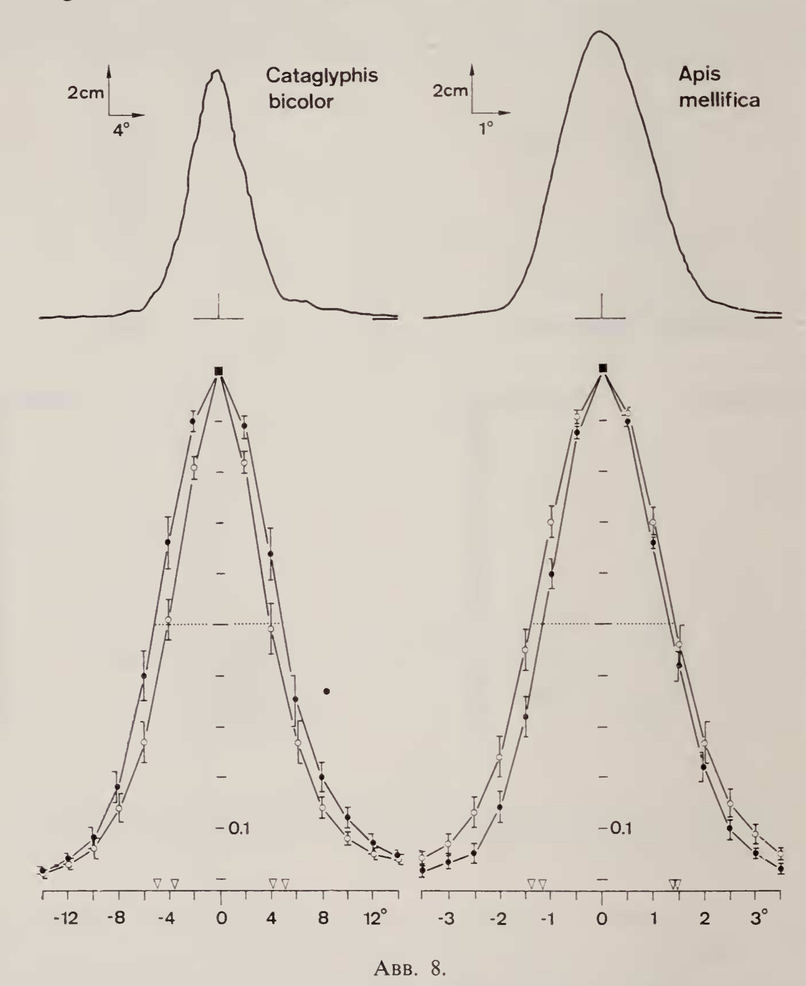


Abb. 8.

Richtungsempfindlichkeits-Kurven einzelner helladaptierter Ommatidien von *Cataglyphis bicolor* und *Apis mellifica* in longitudinaler (vertikaler, ●) und transversaler (horizontaler, o) Richtung. Oben: Originalregistrierungen; unten: Mittelwertskurven. Zahl der ausgemessenen Ommatidien n = 44; Zahl der für die Konstruktion der Mittelwertskurven vermessenen Einzelwerte N = 616.

den normierten REKs wurden in 2°– *(Cataglyphis)* resp. 0,5°– Intervallen *(Apis)* Mittelwerte berechnet und zu Mittelwertskurven zusammengestellt (Abb. 8). Als mittlerer Öffnungswinkel bildet jedoch das anhand der einzelnen Halbwertsbreiten berechnete Dichtemittel (Modus) einen exakteren Näherungswert. Er beträgt für *Cataglyphis bicolor* $\Delta\rho(l) = 8{,}8°$ in longitudinaler und

$\Delta\rho(t) = 6{,}8°$ in transversaler Richtung (*Apis mellifica*: $\Delta\rho(l, t) = 2{,}6°$ in der Longitudinal- wie Transversal-Achse). Da der Unterschied zwischen den beiden Werten nach dem Wilcoxon-Test nur ein $0{,}2 < p < 0{,}5$ liefert, kann das Sehfeld eines Ommatidiums als eine um die optische Achse nahezu rotationssymmetrische Gauss-Verteilung angesehen werden.

4. Diskussion

Da der Öffnungswinkel den Divergenzwinkel erheblich übertrifft ($\Delta\rho/\Delta\varphi > 1$), kommt es zwischen benachbarten Ommatidien zu einer deutlichen Sehfeldüberlappung. Demnach wird bei einem konstanten Wert des Produktes $\Delta\varphi\Delta\rho$ die Kontrastübertragung zugunsten des Auflösungsvermögens vermindert. Der übertragene Kontrast könnte freilich nachträglich durch laterale Inhibitionsmechanismen wieder erhöht werden (*Limulus polyphemus*: Hartline, Wagner und Ratliff, 1956; Kirschfeld und Reichardt, 1964; histologischer Nachweis lateraler Interneurone in der Lamina von *Musca domestica*: Strausfeld und Braitenberg, 1970).

Bei anderen Insektenarten sind Richtungsempfindlichkeits-Kurven über kontinuierliche Aufzeichnung des Lichtflusses im dioptrischen Apparat noch nicht gemessen worden. Kuiper (1962) hat am Bienenauge nur diskrete Raumrichtungen geprüft und daraus auf eine — wohl mit Sicherheit zu grosse — Halbwertsbreite von $\Delta\rho = 6$—$7°$ geschlossen. Demgegenüber stimmen visuelle Sehfeldbestimmungen, wie sie Autrum und Wiedemann (1962) und Wiedemann (1965) für die Biene anhand des Aufleuchtens der Rhabdome bei randständiger Beleuchtung mit einer Punktlichtquelle gewonnen haben (longitudinal 6,7°, transversal 7,2°), sehr gut mit unseren eigenen Befunden überein (longitudinal $6{,}7 \pm 0{,}1°$, transversal $7{,}4 \pm 0{,}2°$, was einer Breite der Richtungsempfindlichkeits-Kurve bei $3{,}4 \pm 0{,}5\%$ entspricht). Elektrophysiologische Messungen bei *Limulus polyphemus* (Waterman, 1954; Kirschfeld und Reichardt, 1964), *Calliphora erythrocephala* (Washizu, Burkhardt und Streck, 1964; Burkhardt, de la Motte und Seitz, 1966) und *Musca domestica* (Kirschfeld, 1965) führen ebenfalls zu einem Verhältnis von $\Delta\rho/\Delta\varphi > 1$. Ioannides und Walcott (1971) geben zu ihren an den Wanzen *Lethocerus insulanus* und *L. americanus* gemessenen Halbwertsbreiten von $\Delta\rho = 9°$ dagegen keine $\Delta\varphi$-Werte an.

Bevor aus den experimentell ermittelten $\Delta\rho$-Werten weiterreichende Schlüsse für die optische Datenverarbeitung in Komplexaugen gezogen werden, bleibt jedoch methodisch abzuklären, in welchem Umfang die in den einzelnen Arbeiten angewandten Augenpräparationen die Richtungsempfindlichkeits-Kurve verbreitern. Ferner liefern alle diese Messungen natürlich keine Informationen darüber, welche Breite der Richtungsempfindlichkeits-Kurve sich bei den

nachgeschalteten neuronalen Übertragungsvorgängen als Sehfeldbegrenzung auswirkt. Die bisher vorliegenden verhaltensphysiologischen $\Delta\rho$-Bestimmungen (*Drosophila melanogaster:* GÖTZ, 1964, 1965) führen jedenfalls zu einem Verhältnis der Rastergrössen von $\Delta\rho/\Delta\varphi$ = 0,76, das dem für optimale Abbildungseigenschaften theoretisch zu fordernden Wert — Abfall der Kontrastfunktion im Bereich der Auflösungsgrenze — sehr nahe kommt (vgl. auch MC CANN und MAC GINITIE, 1965, für *Musca domestica*).

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Komplexaugen der polymorphen Wüstenameise *Cataglyphis bicolor* enthalten bei den grössten Individuen (Kopfseitenlänge 2,20 ± 0,03 mm) mehr als 1200 Ommatidien. Der lichtbrechende Apparat besteht aus einer Cornealinse (Dicke des distalen Abschnitts a_d = 20,1 ± 0,2 µm; maximaler Brechungsindex n = 1,52) mit einem proximal vorspringenden halbkugelförmigen Corneazapfen (r = 7,1 ± 0,1 µm) sowie einem euconen Kristallkegel (Länge b = 30,9 ± 0,2 µm).

2. Der Divergenzwinkel $\Delta\varphi$ zwischen den optischen Achsen benachbarter Ommatidien wird anhand von Stereoscan-Aufnahmen und histologischen Schnittbildern nach Messung von Krümmungsradius und Abstand der optischen Achsen auf Höhe der Cornea-Facetten berechnet und mit Hilfe der optischen Achsen des lichtbrechenden Apparates direkt bestimmt. Nach der letztgenannten Methode ergibt sich für die zentrale Augenregion ein mittlerer Wert von $\Delta\varphi$ (x) = 3,4 ± 0,1° in der x-Achse, die mit der Longitudinal- (Vertikal-) Achse einen Winkel von 30° bildet, und $\Delta\varphi$ (z) = 4,3 ± 0,1° in transversaler (horizontaler) Richtung.

3. Der Öffnungswinkel $\Delta\rho$ eines Ommatidiums ergibt sich als Halbwertsbreite der am helladaptierten Auge bestimmten Richtungsempfindlichkeits-Kurve zu $\Delta\rho$ (l) = 8,8° (longitudinal) und $\Delta\rho$ (t) = 6,8° (transversal). Die Richtungsempfindlichkeits-Kurve wurde durch kontinuierliche Aufzeichnung der vom dioptrischen Apparat transmittierten Lichtmenge gewonnen, wenn sich eine Punktlichtquelle in vorgegebener Richtung durch das Sehfeld des Ommatidiums bewegt.

4. Vergleichsmessungen aus der zentralen Augenregion von *Apis mellifica* werden mitgeteilt: $\Delta\rho$ (l, t) = 2,6°.

SUMMARY

1. The compound eye of the desert ant, *Cataglyphis bicolor*, consists of more than 1200 ommatidia, if one refers to the largest individuals (length of the head capsule in lateral view $2.20 \pm 0,03$ mm). The dioptric apparatus is composed of a crystalline cone (length 30.9 ± 0.2 µm) and a cuticular lens. The latter can be regarded as a modified multilayered cuticule (width of the distal zone $a_d = 20.1 \pm 0.2$ µm, maximum refractive index $n = 1.52$) with a half-sphered cuticular cone ($r = 7.1 \pm 0.1$ µm) on its proximal side.
2. The interommatidial inclination $\Delta\rho$ (angle between the optical axes of adjacent ommatidia) is calculated from the diameter of corneal facets and the radius of curvature by means of stereoscan electron microscopic graphs and histological sections (K). Furthermore, it is directly measured with respect to the optical axes of the cuticular lens systems (C). Using the C-method mean values of $\Delta\varphi$ (z) = $4.3 \pm 0.1°$ and $\Delta\varphi$ (x) = $3.4 \pm 0.1°$ are obtained for the transversal (horizontal) and the x-direction in the central part of the eye. The x-direction deviates by 30° from the longitudinal (vertical) axis.
3. The visual fields ($\Delta\rho$) of single ommatidia in light-adapted eyes are recorded by use of an angular sensitivity distribution. The sensitivity distribution, approximating a Gauss-function, can be obtained by measuring the amount of light passing through the dioptric apparatus after having entered the cuticular lens from varying directions in space. The half-width of that transmission distribution was calculated as $\Delta\rho$ (l) = 8,8° (longitudinal axis) resp. $\Delta\rho$ (t) = 6,8° (transversal axis). Thus the visual fields of adjacent ommatidia strongly overlap.
4. In the central region of the honeybee eye $\Delta\rho$ is measured for comparison ($\Delta\rho = 2.6°$ in both, longitudinal and transversal direction).

RÉSUMÉ

1. Les yeux composés de la fourmi du désert *Cataglyphis bicolor* contiennent environ 1200 ommatidies pour les individus les plus grands (longueur latérale de la tête 2.20 ± 0.03 mm). L'appareil dioptrique est composé d'un cône cristallin (longueur $b = 30.9 \pm 0.2$ µm, mêmes individus que plus haut) et d'une lentille cuticulaire qui peut être considérée comme la cuticule à structure lamellaire modifiée (largeur de la partie distale: $a_d = 20.1 \pm 0.2$ µm, index de réfraction maximal: $n = 1.52$) à laquelle est ajoutée une demi-sphère ($r = 7.1 \pm 0.1$ µm) du côté proximal.

2. L'angle de divergence: $\Delta\varphi$ (angle entre les axes optiques de deux ommatidies adjacentes) se calcule d'après des coupes histologiques des deux façons suivantes: K) d'après le rayon de courbure de l'œil et le diamètre des facettes: C) d'après une mesure directe des axes géométriques de la partie cuticulaire du système dioptrique. Pour des raisons qui seront discutées dans un prochain travail, les résultats des deux méthodes ne correspondent pas exactement: K (axe x): $2.7 \pm 0.1°$; K (axe z): $3.4 \pm 0.2°$; C (axe x): $3.4 \pm 0.1°$; C (axe z): $4.3 \pm 0.1°$. Il sera également discuté laquelle des deux mesures correspond à l'axe optique biologique.

3. $\Delta\rho$: En enregistrant les distributions des sensibilités angulaires des ommatidies adaptés à la lumière on peut définir leurs champs visuels $\Delta\rho$. Ces distributions (approximativement des fonctions de Gauss), sont obtenues en mesurant la quantité de lumière passant par l'appareil dioptrique après en être rentrée par différentes directions. La largeur moyenne de cette distribution est de: $\Delta\rho = 8{,}8°$ axe longitudinal; $\Delta\rho = 6{,}8°$ axe transversal. Par conséquent les champs visuels d'ommatidies adjacentes s'entrecoupent.

4. $\Delta\rho$ a été également mesuré pour la région centrale de l'abeille par comparaison: $\Delta\rho = 2{,}6°$ axes longitudinal et transversal.

LITERATUR

AUTRUM, H. J. und I. WIEDEMANN. 1962. *Versuche über den Strahlengang im Insektenauge.* Z. Naturforsch. 17b: 480—482.

BRAITENBERG, V. 1967. *Patterns of projection in the visual system of the fly. I. Retina-lamina projections.* Exp. Brain Res. 3: 271—298.

BURKHARDT, D., I. DE LA MOTTE and G. SEITZ. 1966. *Physiological optics of the compound eye of the blow fly.* Wenner-Gren Center Int. Symp. Ser. 7: 51—62.

GÖTZ, K. G. 1964. *Optomotorische Untersuchung des visuellen Systems einiger Augenmutanten der Fruchtfliege Drosophila.* Kybernetik 2: 77—92.

— 1965. *Die optischen Übertragungseigenschaften der Komplexaugen von Drosophila.* Kybernetik 2: 312.

— 1968. *Flight control in Drosophila by visual perception of motion.* Kybernetik 4: 199—208.

HARTLINE, H., H. WAGNER and F. RATLIFF. 1956. *Inhibition in the eye of Limulus.* J. gen. Physiol. 39: 651—673.

IOANNIDES, A. C. and B. WALCOTT. 1971. *Graded illumination potentials from retinula cell axons in the bug Lethocerus.* Z. vergl. Physiol. 71: 315—325.

KIRSCHFELD, K. 1965. *Das anatomische und das physiologische Sehfeld der Ommatidien im Komplexauge von Musca.* Kybernetik 2: 249—257.

— und W. REICHARDT. 1964. *Die Verarbeitung stationärer optischer Nachrichten im Komplexauge von Limulus (Ommatidien-Sehfeld und räumliche Verteilung der Inhibition).* Kybernetik 2: 43—61.

KUIPER, J. W. 1962. *The optics of the compound eye.* Symp. Soc. exp. Biol. 16: 58—71.
MC CANN, G. D. and G. F. MAC GINITIE. 1965. *Optomotor response studies of insect vision.* Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, 163: 369—401.
MENZEL, R. und R. WEHNER. 1970. *Augenstrukturen bei verschieden grossen Arbeiterinnen von Cataglyphis bicolor (Formicidae, Hymenoptera).* Z. vergl. Physiol. 68: 446—449.
STRAUSFELD, N. J. and V. BRAITENBERG. 1970. *The compound eye of the fly (Musca domestica): Connections between the cartridges of the lamina ganglionaris.* Z. vergl. Physiol. 70: 95—104.
WASHIZU, Y., D. BURKHARDT and P. STRECK. 1964. *Visual field of single retinula cells and interommatidial inclination in the compound eye of the blowfly Calliphora erythrocephala.* Z. vergl. Physiol. 48: 413—428.
WATERMAN, T. H. 1954. *Polarized light and angle of stimulus incidence in the compound eye of Limulus.* Proc. Nat. Acad. Sci. 40: 258—262.
WEHNER, R. 1969. *Die optische Orientierung nach Schwarz-Weiss-Mustern bei verschiedenen Grössenklassen von Cataglyphis bicolor Fab. (Formicidae, Hymenoptera).* Rev. suisse Zool. 76: 371—381.
— 1970. *Die Konkurrenz von Sonnenkompass- und Horizontmarken-Orientierung bei der Wüstenameise Cataglyphis bicolor (Hymenoptera, Formicidae).* Verh. dtsch. Zool. Ges. 64: 238—242.
— 1971. *Visual orientation performances of desert ants, Cataglyphis bicolor, towards astromenotactic directions and horizon landmarks.* Proc. AIBS Symp. Animal Orientation and Navigation, Wallops Station, Virginia; in press.
— and P. DUELLI. 1971. *The spatial orientation of desert ants, Cataglyphis bicolor, before sunrise and after sunset.* Experientia, in press.
WIEDEMANN, I. 1965. *Versuche über den Strahlengang im Insektenauge (Appositionsauge).* Z. vergl. Physiol. 49: 526—542.

Nº 39. **H. Weideli** und **P. S. Chen**. — Proteinsynthese in einem zellfreien System des Wildtypes und der Letalmutante *l(3)tr* von *Drosophila melanogaster*.[1] (Mit 2 Textabbildungen)

Zoologisch-vergl. anatomisches Institut der Universität Zürich

Im Rahmen unserer Untersuchungen über die genetisch-biochemischen Grundlagen der Morphogenese gewinnen diejenigen Letalmutanten eine besondere Bedeutung, deren Entwicklung in phasen-spezifischer Weise abgebrochen wird.

[1] Ausgeführt und herausgegeben mit Unterstützungen durch den Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung und die Georges und Antoine Claraz-Schenkung.